

TROIS NOUVELLES ESPÈCES D'*UROSPORA*
 À CELLULES UNINUCLÉÉES
 SUR LES CÔTES DE BRETAGNE

Y. BERGER-PERROT*

RÉSUMÉ. — Trois nouvelles espèces de Chlorophycées ayant à la fois des caractères d'*Ulothrix* et d'*Urospora* ont été découvertes sur les côtes de Bretagne, et rapportées provisoirement au genre *Urospora* dans lequel elles constituent un groupe nouveau. La position taxinomique de ces trois espèces, les affinités des genres *Ulothrix* et *Urospora* ainsi que celles des Ulotrichales et des Acrosiphoniales sont discutées.

SUMMARY. Three new species of Chlorophyceae having characters of both *Ulothrix* and *Urospora* have been discovered on the Brittany coast and momentarily attributed to the genus *Urospora* in which they constitute a new group. The taxonomic position of these three species, the affinities of the genus *Ulothrix* and *Urospora* as well as those of the Ulotrichales and Acrosiphoniales are discussed.

INTRODUCTION

Créé par Areschoug en 1866, étudié ensuite par de nombreux auteurs (HAGEM, 1908; FRYE et ZELLER, 1915; HART, 1928; JORDE, 1933; KORN-MANN, 1961, 1966 a et b; HANIC, 1965) le genre *Urospora* est actuellement caractérisé de la façon suivante :

Chlorophycées filamenteuses, non ramifiées, munies d'un appareil de fixation formé de une ou plusieurs cellules rhizoïdales; cellules des filaments renfermant une grande vacuole centrale, un chloroplaste pariétal en manchon continu à l'état jeune, perforé à l'état adulte, muni de plusieurs pyténoïdes de type polypyramidal, et un cytoplasme périphérique à plusieurs noyaux pariétaux.

Les modalités de la reproduction sont bien connues : la reproduction asexuée des filaments est assurée par des zoospores quadriflagellées de forme typique, c'est-à-dire acuminées à leur pôle postérieur. Elles donnent naissance soit à de nouvelles plantes filamenteuses de taille normale, soit dans certains cas à des

* Station biologique de Roscoff, 29211 Roscoff, France.

Cryptogamie. Algologie, 1980, 1, 2: 141-160.

plantes naines. La reproduction sexuée fait intervenir au cours d'un cycle digénétique hétéromorphe, des gamètes biflagellés acuminés ou non, engendrés par des gamétophytes filamenteux, et des zoospores méiotiques quadriflagellées acuminées, engendrées par des sporophytes unicellulaires de type *Codiolum*. Les gamètes qui se développent parthénogénétiquement donnent naissance à une génération codioloïde qui en sporulant reproduit la génération gamétophytique.

Selon les conceptions des auteurs, le genre *Urospora* a eu des positions systématiques variables et encore discutées. Il appartenait autrefois à la famille des Cladophoracées, avant d'être placé par JÓNSSON (1959 b) dans sa nouvelle famille des Acrosiphoniacées et par DEN HARTOG (1959) dans celle des Codiolacées. KORNMANN le range d'abord dans le grand Ordre des Ulotrichales qu'il redéfinit lui-même (1963 a), puis dans celui des Codiolales (1973, 1977).

Une étude approfondie du genre *Ulothrix* sur les côtes bretonnes, nous a conduit à découvrir un *Urospora* à cellules uninucléées possédant un plaste de type *Ulothrix*, et correspondant en tous points à l'espèce décrite par KORNMANN (1961) à Heligoland, et nommé à tort *Urospora speciosa* (Carm.) Leblond ex Hamel (BERGER-PERROT, 1980 b). Le caractère uninucléé des cellules que KORNMANN ne souligne pas dans sa description est cependant visible sur la préparation n° 384 qu'il en a gardée. Pour résoudre ce problème taxinomique complexe nous avons consulté de nombreuses collections d'herbier (BERGER-PERROT, 1980 a) et comparé nos échantillons avec ceux d'Heligoland gracieusement communiqués par le Prof. P. KORNMANN. Au terme de ces comparaisons, et afin d'éviter que se perpétuent les confusions entre *Ulothrix speciosa* et cet *Urospora* à cellules uninucléées, nous avons adopté pour ce dernier la nouvelle dénomination suivante : *Urospora kornmannii* Berger-Perrot.

Dans son étude des *Urospora* et *Codiolum* des côtes sud de Colombie britannique, HANIC (1965) mentionne pour la première fois la présence de cellules uninucléées chez un *Urospora* qu'il appelle *U. speciosa* Carm. Leblond ex Hamel, et qui correspond à l'espèce que nous nommons *U. kornmannii*. HANIC (loc. cit.) hésite à trancher le problème taxinomique de cette espèce, sans une étude plus complète de la reproduction dont il observe la partie la plus caractéristique : les zoospores directes quadriflagellées acuminées. Quoiqu'il en soit, l'auteur pressent, dans sa discussion, l'existence d'*Urospora* à cellules uninucléées.

Or, nos recherches sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique nous ayant permis de découvrir deux autres espèces d'*Urospora* dont les cellules sont également uninucléées et dont le plaste est de type *Ulothrix*, nous pouvons confirmer l'existence, au sein du genre *Urospora*, de deux groupes d'espèces, distincts l'un de l'autre par le nombre de noyaux renfermés dans les cellules des filaments, et la forme du plaste.

Au cours du présent travail, nous rappellerons brièvement les caractéristiques essentielles d'*U. kornmannii* qui a déjà fait l'objet de descriptions détaillées (BERGER-PERROT, 1980 a et b); deux autres espèces qui n'ont pu être rapportées à aucun *Urospora* actuellement connu, sont décrites de façon plus complète. Une diagnose latino est fournie pour les trois espèces.

L'importance de la découverte d'*Urospora* à cellules uninucléées tant sur le plan systématique (redéfinition du genre *Urospora*, ou création d'un genre

nouveau) que phylogénétique (révision du contenu de l'Ordre des Acrosiphoniales, et affinités de ces *Urospora* avec les Ulotrichales) est discutée.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les trois espèces étudiées ont été récoltées dans différentes stations le long des côtes de la Manche et de l'Atlantique, tant en modes battus qu'en modes calmes, ce sont respectivement : pour *Urospora kornmannii* : Térénez, Roscoff, rade de Brest; pour *U. intermedia* : rade de Brest; pour *U. gracilis* : Plouguerneau, Beg en Fry, Roscoff, rade de Brest. Ces espèces vivent, de l'automne à la fin du printemps, au niveau de l'étage littoral inférieur et même au-delà, sur les roches battues, les bouées, les lignes de flottaison des bateaux ancrés à basse mer. Leur observation a été suivie aussi bien dans la nature qu'en cultures unialgales.

Nous avons publié antérieurement (BERGER-PERROT, 1980 b et c) les techniques de culture, ainsi que les méthodes de fixations et de colorations employées en microscopie photonique et en microscopie électronique.

RÉSULTATS

UROSPORA KORNMANNII

1) Écologie

Cette espèce qui correspond à l'*Urospora speciosa* décrit par KORNMANN à Hélioland, vit le plus souvent sur les bouées et la ligne de flottaison des bateaux ancrés à basse mer. Elle apparaît sporadiquement de novembre à avril, et toujours en faible abondance.

2) Morphologie

Les filaments qui s'amincissent à l'apex sont larges de 20 à 40 μm dans la région moyenne et se fixent à la base par un système rhizoïdal complexe constitué d'un rhizoïde basal et de nombreux rhizoïdes latéraux.

3) Cytologie

La paroi des filaments est lisse et épaisse de 2 à 5 μm . Les cellules 5-15 μm x 20-35 μm renferment un chloroplaste en forme de lame pariétale pourvue de digitations internes, non fermée dans les cellules jeunes, fermée dans les cellules adultes, et portant 1 à 5 pyrénoides polypyramidaux qui par leurs caractères ultrastructuraux se rattachent au type *Urospora* (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980); les pyrénoides contiennent des vésiculisations plus ou moins ramifiées et des granules osmiophiles épars.

4) Reproduction

La reproduction asexuée (de novembre à avril) est assurée par d'abondantes zoospores quadriflagellées, acuminées à leur pôle postérieur et plus ou moins arrondies à leur pôle antérieur.

La reproduction sexuée (de mars à avril) se fait à l'aide de petits gamètes ovales et isogames. Les zygotes se développent en sporophytes unicellulaires coccoïdes, dépourvus de stipe ou à stipe très court; à maturité, les sporophytes donnent naissance à des zoospores méiotiques quadriflagellées et plus ou moins acuminées.

5) Diagnose

Filaments larges (20 à 40 μm de diamètre) vert sombre, nettement distincts par leur largeur d'*U. intermedia* et *U. gracilis*.

Appareil de fixation constitué d'un rhizoïde basal et de nombreux rhizoïdes latéraux.

Cellules (5-15 μm x 20-35 μm) uninucléées et pourvues d'un chloroplaste pariétal portant 1 à 5 pyrénoides, en forme d'anneau ouvert dans les cellules jeunes et d'anneau fermé dans les cellules âgées.

Reproduction asexuée par zoospores directes quadriflagellées.

Reproduction sexuée par planogamètes isogames ovoïdes (6-8 μm x 2-4 μm); nés dans des gamétophytes filamenteux, et zoospores quadriflagellées acuminées (8-12 μm x 5-7 μm) nées dans des sporophytes coccoïdes non stipités mesurant de 40 à 50 μm de diamètre.

Vit le plus souvent au niveau du littoral inférieur sur les bouées et les lignes de flottaison des bateaux.

Viridia umbrosa filamenta lata sunt (20 usque ad 40 μm) et lato ex Urospora intermedia et Urospora gracilis distincta sunt.

Appariculum figandum basis rhizoïdo et multis lateralibus rhizoïdis constitutum est.

Cellulae (5-15 μm x 20-35 μm) unum nucleum habent et parietali chloroplasto providae sunt, qui unum usque ad quinque pyrenoidos fert, qui apert circuli formam in juvenilibus cellulis et clausi circuli formam in veteribus cellulis habent.

Asexo modo zoosporis directis se productunt, qui quattuor flagella (8-10 (12) μm x 5-6 μm) cum posteriore acuminato polo (puncta cum 5 μm usque ad 6 μm longa) et cum potius rotundo anteriore polo habent.

Sexo modo isogamis ovoidis (6-8 μm x 2-4 μm) se productunt, qui in filamentis gametophytis nactis sunt, et zoosporis acuminatis (8-12 μm x 5-7 μm), qui quattuor flagella habent et qui in coccoïdis non stipitis sporophytis nacti sunt (diametrus : 40 usque ad 50 μm).

Habitant ad infra maris superficiem, saepissime baukis et navium fluctionis lineis.

Holotypus n° 384, 24. 02. 1961, Kornmann, Heligoland, Herb. Helgol.

Paratypus n° T1, 25. 01. 1975, Baie de Morlaix, France, Y. Berger-Perrot. Legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.

UROSPORA INTERMEDIA

1) Écologie

Cette espèce a été découverte sur des bouées immergées à très basse mer en

rade de Brest, mêlée à des populations d'*Urospora kornmannii* et d'*Urospora mirabilis* dont elle se distingue nettement par son aspect, et ses dimensions plus réduites. Elle vit essentiellement au niveau inférieur de l'étage littoral, ou même dans l'infra-littoral où elle apparaît chaque année à l'automne au cours des mois d'octobre ou novembre. Elle s'y maintient durant tout l'hiver et jusqu'au printemps. Elle se raréfie durant les mois d'avril et de mai, pour disparaître complètement à la fin du printemps ou au début de l'été. Jusqu'à présent, elle a été recherchée sans succès hors de la rade de Brest, dans des stations écologiques pourtant identiques.

2) Morphologie

Elle se présente sous forme de filaments fins, mous, vert clair et mesurant 1 à 2 cm de long, et 12 à 18 μm de diamètre (Fig. 2). Ils sont légèrement plus étroits au sommet, où ils se terminent par une cellule apicale arrondie (Fig. 1), et sont fixés au substrat par la cellule basale de 10 à 25 μm de long s'étalant en une petite expansion discoïdale. Des rhizoïdes latéraux descendants sont parfois émis par les cellules sous-jacentes (Fig. 4). La paroi des filaments est lisse et relativement mince (2 μm d'épaisseur environ). Les cellules qui composent les filaments sont plus larges que longues. Leurs dimensions varient de 5 à 14 μm en longueur et de 10 à 16 μm en largeur.

3) Cytologie

Les cellules renferment un chloroplaste de type *Ulothrix* à bords lobés et dentés, en forme de lame pariétale ouverte dans les cellules jeunes et en anneau complètement fermé avec des digitations internes dans les cellules plus âgées; même lorsqu'il entoure complètement la cellule, le plaste ne présente jamais de perforations.

Le nombre de pyrénoides varie avec l'âge de la cellule : le plus souvent un seul gros pyrénouïde dans les cellules jeunes, de 2 à 4 pyrénouïdes dans les cellules plus âgées (Fig. 3). Après fixation et coloration par l'hématoxyline ferrique de Regaud, ces pyrénouïdes apparaissent identiques à ceux observés chez l'*Urospora kornmannii* (BERGER-PERROT 1980 b). Ils sont formés d'un pyrénosome apparaissant comme une masse centrale très sidérophile qui, dans les cellules âgées, évolue souvent vers un type étoilé ou pulvérisé en granules. Chaque cellule se caractérise par la présence d'un seul noyau, central ou le plus souvent latéral, mesurant de 3 à 5 μm de diamètre et pourvu d'un gros nucléole. Le noyau se divise seulement lorsqu'intervient la division cellulaire et au moment de la transformation des cellules en sporocystes; par ailleurs, à tous les stades de la vie végétative, les cellules sont uninucléées (Fig. 3).

4) Reproduction

Peu de temps après son apparition à l'automne, et tout au long des mois durant lesquels cette espèce peut être récoltée dans la nature, ses filaments sont le siège d'une abondante sporogénèse. Toutes les cellules des filaments peuvent se transformer en sporocystes dont la couleur demeure bien verte. Ils apparaissent d'abord dans la région apicale puis dans la région moyenne

des filaments. Sensiblement de même taille que les cellules végétatives, parfois un peu plus larges et plus arrondis. ils mesurent environ $8-18 \mu\text{m} \times 18-20 \mu\text{m}$, et engendrent des zoospores quadriflagellées de $8-12 \mu\text{m}$ de long sur $4-5 \mu\text{m}$ de large (Fig. 5).

Ces zoospores sont émises, soit toutes ensemble dans une vésicule hyaline faisant saillie au niveau d'une simple déchirure latérale du sporocyste, soit par petits groupes de trois ou quatre spores, qui se libèrent au contact du milieu ambiant dès que les flagelles deviennent mobiles. Lorsque les zoospores ne parviennent pas à se libérer, ce qui est fréquent, elles germent *in situ* (Fig. 8). De type *Urospora*, elles possèdent une pointe postérieure effilée longue ici de $4-5 \mu\text{m}$ environ. Leur extrémité antérieure est assez arrondie, à papille peu visible, comme chez *U. kormannii*, et moins pyramidale que chez les *Urospora* à cellules plurinucléées décrits jusqu'ici. Chaque zoospore renferme à son pôle postérieur un chloroplaste pariétal en forme de coupe, denté sur le bord, portant un pyrénioïde mais dépourvu de stigma (Fig. 6).

Après une nage active, les zoospores se fixent au substrat par leur extrémité apicale, s'arrondissent et perdent leurs 4 flagelles, grossissent, s'allongent à un pôle sous forme d'une expansion rhizoïdale qui deviendra la cellule basale d'un nouveau filament. Par le jeu de divisions cellulaires successives dans le plan perpendiculaire à l'axe d'allongement des spores, prennent naissance de nouvelles plantes filamenteuses identiques aux plantes-mères (Fig. 7). Très souvent, parmi les plantules obtenues en culture, celles qui demeurent flottantes possèdent pour tout appareil de fixation, un simple rhizoïde basal. Il faut remarquer que la production de zoospores directes est stimulée en jours courts (6 à 8 h de lumière par 24 h) sous une température variant de 8° à 12°C .

Aucun autre type de reproduction directe n'a été observé chez cette espèce, en particulier aucune formation de propagules ou d'aplanospores.

De même, la reproduction sexuée n'a jamais été vue, et on peut se demander si l'*U. intermedia* a perdu la possibilité de se reproduire sexuellement, du moins sur nos côtes. En effet, nous avons observé cette espèce pendant plusieurs années consécutives, d'une part dans la nature, d'autre part en culture où elle a été soumise à différentes conditions de température et de photopériode, mais, jusqu'à présent, la gamétogenèse n'a jamais pu être induite.

5) Diagnose

Filaments fins (12 à $18 \mu\text{m}$ de diamètre) vert-jaune, plus étroits que ceux d'*U. kormannii* mais plus larges que ceux d'*U. gracilis*. Appareil de fixation constitué à la fois par la cellule basale étalée en disque (contrairement à *U. k.*) et par des rhizoïdes latéraux nés des cellules suprabasales (contrairement à *U. g.*).

Cellules ($5-14 \mu\text{m} \times 10-16 \mu\text{m}$) uninucléées et pourvues d'un chloroplaste pariétal portant 1 à 4 pyrénioïdes, en forme d'anneau ouvert dans les cellules jeunes et d'anneau fermé dans les cellules âgées.

Reproduction asexuée par zoospores directes quadriflagellées ($8-12 \mu\text{m} \times 4-5 \mu\text{m}$) à pôle postérieur acuminé (pointe de 4 à $5 \mu\text{m}$ de long) et pôle antérieur arrondi pourvu d'une papille peu visible. Reproduction sexuée inconnue.

Espèce vivant exclusivement sur les substrats flottants au niveau de l'étage littoral inférieur.

Viridia et gabina filamenta tenuia sunt (diametrus : 12 usque ad 18 μm) et angustiora quam haec U. kornmannii sunt sed latior quam haec U. gracilis.

Appariculum figandum et basis cellula jacitura cum disci forma (contra U. kornmannii) et lateralibus rhizoïdis constitutum est, qui in suprabasis cellulis nacti sunt (contra U. gracilis).

Cellulae (5-14 μm x 10-16 μm) unum nuceum habent et parietali chloroplasto providae sunt qui unum usque ad quattuor pyrenoidos fert, qui aperti circuli formam in juvenilibus cellulis et clausi circuli formam in veteribus cellulis habent.

Asexo modo zoosporis directis se productunt, qui quattuor flagella (8-12 μm x 4-5 μm) cum posteriore acuminato polo (puncta cum 4 usque ad 5 μm longa) et cum rotunda anteriore polo habent.

Incognito sexo modo se productunt.

Habitant solum in substratis fluctuantis ad infra maris superficiem.

Holotypus n° B2, 12. 03. 1976, rade de Brest, France, Y. Berger-Perrot. Legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.

UROSPORA GRACILIS

1) Écologie

Urospora gracilis a été découvert pour la première fois sur les côtes nord de la Manche, à Plouguerneau, dans le bas niveau de l'étage littoral en mode battu; l'espèce a été retrouvée fréquemment dans des stations identiques à Beg an Fry, à Roscoff (pointe de Blosson, Ile Verte) et en rade de Brest. Elle affectionne surtout le bas niveau de l'étage littoral en modes battus où on la rencontre toujours fixée à des substrats durs : rochers, blocs de ciment, coquilles de patelles, de littorines ou d'autres gastéropodes, mais elle peut se trouver dans des zones plus calmes, en particulier sur des bouées et des barques ancrées au niveau de la mi-marée comme c'est le cas en rade de Brest. Elle n'a jamais été trouvée en épiphyte sur d'autres algues. Elle apparaît dans la nature au cours des mois de novembre et décembre, et est très abondante en janvier-février. Elle peut se maintenir encore au printemps jusqu'aux mois de mars-avril pour disparaître ensuite.

2) Morphologie

Les filaments grêles (8 à 14 μm de large) et courts (environ 1 cm de long) tapissent le substrat d'un duvet fin, de couleur vert intense. Leur paroi est mince et, hormis un léger rétrécissement dans la zone basale, leur diamètre est sensiblement uniforme (Figs 9, 10, 11, 12, 13). La fixation est assurée par une simple cellule basale de 12 à 25 μm de long et s'étalant sur le substrat sous forme d'une expansion discoïdale (Fig. 13). Contrairement aux deux autres espèces envisagées ici, *U. gracilis* n'est pourvu d'aucun rhizoïde latéral descendant. On peut observer la formation de rhizoïdes internes à l'emplacement de cellules mortes (Fig. 12), ou encore la fusion de la cellule basale et de la cellule sus-jacente. Les cellules, souvent plus hautes que larges, parfois isodiamétriques,

mesurent 5 à 12 μm de long et 7 à 10 μm de large. Cette espèce présente une très grande ressemblance avec *Ulothrix subflaccida* Wille avec laquelle elle peut d'ailleurs être confondue si l'on s'en tient aux seuls critères morphologiques.

3) Cytologie

Comme chez les espèces précédentes, la cytologie est de type *Ulothrix*. Les cellules renferment un chloroplaste pariétal en anneau non fermé, ne recouvrant pas toute la paroi cellulaire et dont les bords sont lobés et même finement dentés (ou incisés). Ce plaste, qui peut être complètement fermé dans les cellules âgées, porte généralement un seul gros pyrénôïde entouré de grains d'amidon (Figs 9 à 13). On peut en compter deux mais rarement plus dans les cellules allongées. Les cellules renferment toutes un seul noyau assez gros de 3 à 8 μm de diamètre le plus souvent en position latérale, rarement centrale (Fig. 14). Une étude ultrastructurale a révélé, comme chez *U. kornmannii*, un pyrénôïde de type *Urospora* (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980).

4) Reproduction

a) Zoospores directes quadriflagellées

Du mois de janvier au mois d'avril, les filaments différencient de nombreux sporocystes qui apparaissent d'abord dans la région sommitale. Toutes les cellules des filaments, sauf la cellule basale, peuvent ainsi sporuler. A peine plus allongés et plus larges que les cellules végétatives, les sporocystes mesurent 10 à 18 μm de long sur 8 à 15 μm de large et renferment, selon leur taille, de 4 à 12 zoospores (Fig. 15). Au moment où vont se former les zoospores, le noyau se divise en autant de noyaux fils qu'il y aura de spores.

Les spores qui mesurent 10-13 μm de long sur 5 μm de large sont nettement de type *Urospora*. Elles présentent une extrémité postérieure très effilée (pointe de 3 à 5 μm de long) et une extrémité antérieure pyramidale munie d'une papille peu visible sur lesquelles s'insèrent quatre flagelles (Fig. 16). Elles ne s'agitent jamais à l'intérieur des sporocystes et sont renfermées dans un sac hyalin (Fig. 15) émis par une simple déchirure latérale du sporocyste. Au contact de l'eau de mer, le sac se rompt et les zoospores se répandent très rapidement dans le milieu ambiant. Les zoospores possèdent un chloroplaste muni d'un pyrénôïde bien visible, mais dépourvu de stigma. Après avoir nagé quelque temps, elles cherchent à se fixer au substrat en tournoyant sur leur pôle apical. Après de nombreux mouvements de balancement, elles adhèrent en un point et perdent instantanément leurs quatre flagelles.

Une fois fixées, les zoospores grossissent, s'allongent, et ne tardent pas à germer en émettant une expansion rhizoïdale étalée en disque, et en donnant immédiatement naissance, selon le mode bipolaire, à des plantes dressées filamenteuses (Fig. 17). Les plantules qui en culture demeurent flottantes ne possèdent pas d'étalement discoïdal à l'extrémité de leur rhizoïde basal.

Très fréquemment, les zoospores demeurent enfermées dans les sporocystes et se développent alors *in situ* en de nouvelles plantules.

En culture, *U. gracilis* manifeste un développement optimal entre 8° et 10°C, tandis que la sporogenèse est stimulée en photopériode de jours courts (8 h de lumière par 24 h). Toutefois, la sporogenèse est tolérante à l'égard de ces deux facteurs puisqu'elle se poursuit en jours plus longs (10 à 14 h de lum. par 24 heures) et à température plus élevées (10° à 12°C). Les thalles ne survivent pas aux températures supérieures à 12°C.

b) Zoïdes biflagellés interprétés comme gamètes parthénogénétiques

Des zoïdocystes de couleur vert olive apparaissent dans la nature au cours des mois de mars et avril. Ils mesurent de 10 à 12 µm de long sur 8 à 12 µm de large, et renferment un assez grand nombre de petits zoïdes effilés, fuselés, munis d'un stigma (Fig. 18). Ils sont émis tous ensemble, enfermés dans un sac hyalin qui se rompt au contact de l'eau de mer. Mesurant de 10 à 12 µm de long sur 3 à 4 µm de large ces zoïdes sont acuminés à leur pôle postérieur et arrondis à leur pôle antérieur apparemment dépourvu de papille et portant deux flagelles. Ils renferment un plaste très peu coloré, muni latéralement d'un petit stigma orangé (Fig. 19).

Après une nage rapide et saccadée, ils se développent directement sans jamais copuler, en un stade codioloïde de très petite taille d'abord sphérique, puis allongé en ampoule, et pourvu d'un stipe plus ou moins long et contourné. A maturité, la longueur de l'ampoule atteint 15 à 20 (25) µm, et celle du stipe, 15 à 35 µm (Fig. 20).

Maintenus à la température de 10°C mais soumis à un choc photopériodique (passage de jours longs en jours courts) ces *Codiolum* deviennent fertiles au bout de 2 à 3 mois, ils donnent naissance par une déchirure de leur paroi (Fig. 21), à des spores quadriflagellées acuminées, de 8 µm de long environ sur 3-4 µm de large (Fig. 22). Ces zoospores naissent peu et germent rapidement à proximité des *Codiolum* vides, en produisant des thalles filamenteux semblables à ceux engendrés par les zoospores directes (Fig. 23).

Bien qu'ils ne copulent pas, nous interprétons ces zoïdes biflagellés comme des gamètes. En effet, par leurs caractères morphologiques et par leur développement en un stade codioloïde, ils ressemblent aux gamètes parthénogénétiques connus chez d'autres espèces d'*Urospora* ou d'*Ulothrix*.

U. gracilis pourrait être soit une espèce dioïque représentée dans chacune de nos populations par un seul type de filaments, soit une espèce monoïque dont une seule catégorie de gamètes pourraient se former ou subsister dans les conditions écologiques des côtes bretonnes. Ces hypothèses permettent de concevoir l'incapacité de cette espèce à se reproduire sexuellement, et de suggérer l'éventualité d'une reproduction sexuée dans d'autres populations.

Quelles que soient les conditions expérimentales utilisées, les filaments d'*U. gracilis* maintenus ou obtenus en culture n'ont jamais engendré de zoïdes biflagellés.

5) Diagnose

Filaments très fins (8 à 14 µm de diamètre) vert franc, plus étroits que ceux

d'*U. kornmannii* et d'*U. intermedia*. Appareil de fixation constitué par la seule cellule basale élargie en disque, différent de celui d'*U. kornmannii* et d'*U. intermedia*.

Cellules (5-12 μm x 7-10 μm) uninucléées et pourvues d'un chloroplaste pariétal portant un pyrénoïde et conservant la forme d'un anneau ouvert.

Reproduction asexuée réalisée par 1) des zoospores directes quadriflagellées (10-14 μm x 5 μm) à pôle postérieur acuminé (pointe de 3 à 5 μm de long) et pôle antérieur pyramidal, donnant des filaments, et 2) des zoïdes biflagellés (10-12 μm x 3-4 μm) à pôle postérieur acuminé donnant des sporophytes codioloïdes (15-25 μm x 8-10 μm) à stipe long de 15 à 35 μm .

Reproduction sexuée inconnue.

Espèce vivant sur les substrats durs du littoral inférieur (mode battu) ou sur les substrats flottants à mi-marée (mode calme).

Viridia franca filamenta tenuissima sunt et angustiora quam haec U. kornmannii et U. intermedia sunt.

Appariculum figandum, quod sola lata basis cellula cum disci forma constitutum est, differt ad hoc U. kornmannii et U. intermedia.

Cellulae (5-12 μm x 7-10 μm) unum nucleum habent et parietali chloroplasto providae sunt, qui unum pyrenoidum fert, qui aperti circuli formam conservat.

Productunt se asexo modo 1) zoosporis directis, qui quattuor flagella (10-14 μm x 5 μm) habent cum posteriore acuminato polo (puncta cum 3 usque ad 5 μm longa) anterioreque pyramoïdi polo, qui filamenta dat, 2) et zoïdis, qui duo flagella habent, cum acuminato posteriore polo, qui codioloïdo sporophytos (15-25 μm x 8-10 μm) cum longo stipe ab 15 usque ad 35 μm dat.

Incognito sexo modo se productunt.

Habitant in asperis substratis ad infra maris superficiem (battutus modus) and in fluctuantis substratis media mare (calmus modus).

Holotypus n° P3, 5.03.1970, Côtes Nord Finistère, France, Y. Berger-Perrot. Legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.

DISCUSSION

Les trois *Urospora* rassemblés dans la présente étude sont intéressants du point de vue biologique et surtout taxinomique.

I. INTÉRÊT BIOLOGIQUE

L'une de nos espèces, *Urospora kornmannii* possède un cycle sexué digéné-tique hétéromorphe, comme chez la plupart des *Urospora* à cellules plurinu-cléées. L'absence de cycle sexué chez *U. intermedia* et *U. gracilis*, et cela malgré les conditions expérimentales variées auxquelles ils ont été soumis, n'est pas un phénomène nouveau dans le genre *Urospora*.

Ainsi, chez l'*Urospora mirabilis* des côtes bretonnes, seuls les gamètes femelles sont connus (J. FELDMANN, comm. pers.; JÓNSSON, 1961) et leur fécondation est improbable dans les conditions naturelles rencontrées sur nos côtes. Ces gamètes femelles paraissent, de plus, incapables de développement parthé-

nogénétique. En revanche, chez *U. gracilis*, les zoïdes biflagellés qui ne copulent pas, mais que nous interprétons néanmoins comme des gamètes à cause de leur ressemblance avec ceux de la plupart des *Urospora*, se développent parthénogénétiquement.

Nous avons tenté d'expliquer l'absence de fécondation en proposant deux hypothèses : 1) l'espèce est dioïque et représentée dans chaque population par un seul type de filaments. Cette hypothèse permet d'espérer l'existence de populations hétérothalliques capables de reproduction sexuée dans les conditions naturelles, et d'envisager la recherche de croisements fructueux en conditions expérimentales favorables. 2) L'espèce est monoïque ou dioïque mais, dans les conditions écologiques qu'elle rencontre, l'une des catégories de gamètes a disparu. Le mode de reproduction de *Urospora mirabilis* et celui de *U. gracilis* illustreraient deux étapes de cette régression de la sexualité : conservation d'une catégorie de gamètes encore capables de développement parthénogénétique; conservation d'une catégorie de gamètes devenus incapables de développement parthénogénétique.

Une autre modalité de régression de la sexualité a été mise en évidence dans les genres *Acrosiphonia* (JÓNSSON, 1965, 1969) et *Ulothrix* (BERGER-PERROT, 1980 c) : les deux types de gamètes sont présents et fonctionnels mais leur plasmogamie n'est pas suivie de caryogamie. JÓNSSON (loc. cit.) a émis l'hypothèse que ce mécanisme de reproduction par zygotes non caryogamiques est à l'origine de véritables races géographiques ayant perdu génétiquement la possibilité de reproduction sexuée.

II. INTÉRÊT TAXINOMIQUE

Ces trois nouvelles espèces possèdent en commun un certain nombre de caractères originaux, 1) d'ordre cytologique : noyau unique dans toutes les cellules; chloroplaste de type *Ulothrix* c'est-à-dire en forme d'anneau pariétal ouvert ou fermé mais jamais perforé; pyrénoides à ultrastructure de type *Urospora* (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980) ; zoospores dépourvues de stigma; 2) d'ordre morphologique : zoospores directes et méiotiques de type *Urospora*, c'est-à-dire pourvues d'une pointe effilée à leur pôle postérieur, caractère dont nous discuterons ultérieurement la valeur.

Ainsi se trouvent associés chez ces trois espèces des caractères d'*Ulothrix* et des caractères d'*Urospora*, ce qui nous conduit à discuter la définition de ces deux genres, leurs affinités, et leur position taxinomique relative.

A. Caractères génériques et définition des genres *Urospora* et *Ulothrix*

Grâce à la forme acuminée des zoospores ARESCHOUG (1866) définit le genre *Urospora*. Mais par la suite, d'autres caractères interviennent dans la définition du genre et notamment : 1) la présence dans chaque cellule de plusieurs noyaux pariétaux (ROSENVINGE, 1893; JORDE, 1933) qui présentent le curieux phénomène de migration et de mitose en rapport étroit avec la division cellulaire (JÓNSSON, 1959; KORNMAN, 1966 a et b), 2) la

morphologie du plaste en manchon pariétal, fermé et perforé à l'état adulte, pourvu de pyrénoides polypyramidaux (JÓNSSON, 1962), 3) la structure physique de la paroi des filaments caractérisée par l'absence de cellulose native (cellulose I), la présence d'une cellulose très faiblement cristallisée (cellulose II), et l'abondance de composés pectiques (NICOLAÏ et PRESTON, 1952; JÓNSSON, 1962), 4) la composition chimique des polysaccharides de la paroi (CARLSBERG et PERCIVAL, 1977), 5) la reproduction directe par des zoospores acuminées, munies de quatre flagelles dont le mode d'insertion est si caractéristique (KRISTIANSEN, 1974), 6) la reproduction sexuée par des gamètes ovoïdes biflagellés et stigmatés, isogames ou fortement ausogames, et le cycle de développement digénétique hétéromorphe (JORDE, 1933; KORN-MANN, 1961; HANIC, 1965).

Lors de sa création par KÜTZING en 1833, le genre *Ulothrix* était seulement défini par ses caractères morphologiques : filaments simples unisériés. A cette description très succincte vinrent s'ajouter d'autres précisions concernant : 1) la cytologie : plaste en anneau pariétal ouvert ou fermé, non perforé, pourvu d'un ou plusieurs pyrénoides (THURET, 1851; DE TONI, 1889; GAY, 1891; HAZEN, 1902), 2) la caryologie : noyau unique central ou latéral dont la mitose est en relation étroite avec la division cellulaire (ROSENVINGE, 1893; WILLE, 1900; HAASE, 1910; SCHUSSNIG, 1930; GROSS, 1931; CHOI, NOKY, 1932; SARMA, 1958, 1963), 3) la structure physique de la paroi : de même type que chez *Urospora* (NICOLAÏ et PRESTON, 1952), 4) la reproduction directe : elle s'effectue par des zoospores généralement ovoïdes, stigmatés, munies de quatre flagelles dont l'insertion se fait selon le mode classique et bien connu chez les Ulotrichales (MANTON, 1952; MANTON et coll., 1953), 5) la reproduction sexuée : elle est assurée par des gamètes ovoïdes biflagellés stigmatés, isogames ou légèrement anisogames, au cours d'un cycle de développement digénétique hétéromorphe (DODEL, 1876; KLEBS, 1896; JORSTAD, 1919; REGEL, 1923; GROSS, 1931; LIND, 1932, 1936; BOLD, 1958; KORN-MANN, 1961; MATTOX et BOLD, 1962; PERROT, 1968, 1970, 1972; LOCKHORST, 1974, 1978).

Ainsi définis les genres *Ulothrix* et *Urospora* semblent bien distincts, et pourtant d'évidentes affinités existent entre eux si l'on considère leurs caractères morphologiques (appareil végétatif très simplifié), la composition de leurs parois, les modalités de leur cycle de développement digénétique (hétéromorphe) et la morphologie de leur génération sporophytique (unicellulaire coccoïde ou codioloïde). De plus, les caractères reconnus comme essentiels offrent des exceptions troublantes : ainsi l'*Ulothrix tenuissima* Kütz. (= *U. rorida* Thuret) donne parfois naissance à des zoospores acuminées (THURET, 1851; LOCKHORST, 1974; PERROT, non publié) et l'*Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harvey) Kütz. produit dans certains cas des gamètes acuminés (LEBLOND in HAMEL, 1931; LOCKHORST, 1978); chez plusieurs espèces d'*Urospora* (*U. mirabilis* Aresch., *U. penicilliformis* (Roth) Aresch., *U. tetraciliata* Frye et Zeller), les gamètes sont parfaitement arrondis à leur pôle postérieur. La morphologie du plaste peut également présenter des variations : ainsi, chez *Ulothrix flacca* et *U. tenuissima*, sous certaines conditions, le chloroplaste, tout en demeurant continu, forme des digitations autour de nombreuses vacuoles externes, ce qui représente,

semble-t-il, un stade évolutif intermédiaire entre le type archéoplastidié à plaste continu dans le genre *Ulothrix*, et le type archéoplastidié à plaste fenestré au stade adulte dans le genre *Urospora*.

Urospora laeta (BOERGESEN, 1925) chez lequel le nombre de noyaux pariétaux est considérablement réduit (parfois 2, le plus souvent 4; BOERGESEN, loc. cit.) pourrait constituer un cas intermédiaire entre les *Urospora* à cellules uninucléées décrits ici, et les *Urospora* à cellules pourvues de nombreux noyaux.

L'instabilité des critères taxinomiques actuellement retenus et l'absence de hiérarchie établie entre eux, permettent de comprendre les problèmes concernant, d'une part la position taxinomique variable du genre *Urospora*, et d'autre part les nombreuses propositions cherchant à mieux définir le genre *Ulothrix* et à cerner les affinités de l'ordre des Ulotrichales (STEWART, MATTOX et FLOYD, 1973; KORNMANN, 1963 a, 1965).

B. Position systématique des genres *Urospora* et *Ulothrix* par rapport aux Ulotrichales et aux Acrosiphoniales

1) Position systématique du genre *Urospora*

En 1959, JÓNSSON place le genre *Urospora* à côté des genres *Spongomorpha* et *Acrosiphonia* pour lesquels il crée la famille des Acrosiphoniacées, bien distincte des Cladophoracées, et qu'il pense même devoir élever au niveau d'Ordre des Acrosiphoniales. Les critères mis en évidence sont les suivants : structure de la paroi caractérisée par l'absence de cellulose native; plaste archéoplastidié à pyrénoides polypyramidaux; cellules uni ou plurinucléées dont la division s'effectue avec l'intervention du ou des noyaux qui se divisent (JÓNSSON, loc. cit.; HUDSON et WAALAND, 1974); cycle à deux générations fortement hétéromorphes dont le sporophyte est réduit à un stade unicellulaire codioloïde et uninucléé.

Toutefois, JÓNSSON souligne les affinités de l'Ordre des Acrosiphoniales avec celui des Ulotrichales et, en particulier, les affinités du genre *Ulothrix* avec le genre *Urospora*, caractérisés en commun par la grande simplification morphologique de leurs thalles gamétophytiques.

Postérieurement, DEN HARTOG (1959) propose la nouvelle famille des Codiolacées pour le couple *Codiolum-Urospora*. Quant à KORNMANN, il n'a jamais accepté la réunion des genres *Urospora*, *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* dans le même Ordre des Acrosiphoniales; en 1963 a, il redéfinit l'Ordre des Ulotrichales pour y inclure les Codiolacées de DEN HARTOG à côté des Ulotrichacées et des Monostromacées; en 1973, il crée la nouvelle classe des Codiolophyceae pour regrouper les Ordres des Ulotrichales, Monostromales, Codiolales (= Codiolacées de DEN HARTOG) et Acrosiphoniales (avec seulement les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha*).

A notre avis, rien ne s'oppose au maintien de la famille des Codiolacées renfermant des *Urospora* à cellules uninucléées et des *Urospora* à cellules plurinucléées, au voisinage de celle des Acrosiphoniacées renfermant les *Spongomorpha* à cellules uninucléées et les *Acrosiphonia* à cellules plurinucléées, ces

deux familles se distinguant l'une de l'autre par la présence ou l'absence de reproduction asexuée par zoospores directes.

2) Position systématique du genre *Ulothrix*

Le genre *Ulothrix* a toujours été placé dans l'Ordre des Ulotrichales et la famille des Ulotrichacées dont il constitue le genre principal. Aussi les auteurs ont surtout cherché à améliorer sa définition, à préciser ses limites avec les genres voisins (KÜTZING, 1833, 1843, 1845, 1849; HAZEN, 1902; HEERING, 1914; FOREST, 1954; MATTOX et BOLD, 1962; RAMANATHAN, 1964; LOCKHORST, 1974) et à cerner les affinités des Ulotrichales avec les Ordres voisins (FRITSCH, 1935; PAPENFUSS, 1960; KLEIN et CRONQUIST, 1967; PICKETT-HEAPS et MARCHANT, 1972; PICKETT-HEAPS, 1972; STEWART, MATTOX et FLOYD, 1973; STEWART et MATTOX, 1975).

L'ensemble de ces travaux révèle l'hétérogénéité du genre *Ulothrix*, notamment en ce qui concerne l'ultrastructure des pyrénoides, la présence ou l'absence de plasmodesmes, les modalités de la mitose et de la cytotidièrese avec intervention ou non de microtubules et formation d'un phycoplaste ou d'un simple étranglement. Ainsi a-t-on mis en évidence chez les *Ulothrix* d'eau douce, des formes très évoluées proches de certaines Chaetophoracées, et des formes plus primitives proches des genres *Klebsormidium* et *Stichococcus* pour lesquels certains auteurs n'hésitent pas à créer l'ordre des Klebsormidiales (FLOYD et coll., 1972; STEWART et coll., 1972, 1973 et 1975). En raison des modalités de leur cytotidièrese, qui s'effectue sans l'intervention d'un phycoplaste, les formes marines se rattachent à cette deuxième catégorie (LOCKHORST, 1978).

3) Position systématique de nos trois espèces nouvelles

Les espèces étudiées ici posent à nouveau le problème des limites entre les Ulotrichales et les Acrosiphoniales qui possèdent en commun un certain nombre de caractères :

- parois dépourvues de cellulose I mais riches en composés pectiques,
- relations causales entre la mitose et la cytotidièrese,
- cycle fortement hétéromorphe,

mais se distinguent essentiellement par la morphologie du plaste, en lame continue chez les Ulotrichales, en lame perforée chez les Acrosiphoniales.

Si, pour classer nos présentes espèces, nous retenons comme caractère prépondérant la morphologie du plaste (continu) et le nombre de noyaux par cellule (noyau unique), il convient de créer pour elles un genre nouveau proche du genre *Ulothrix*, mais qui se distingue de celui-ci par la forme acuminée des zoospores.

Si, au contraire, la forme des zoospores demeure le caractère principal du genre *Urospora*, ainsi que l'a voulu ARESCHOUG, nos trois espèces demeurent dans ce genre où elles constituent un groupe particulier, à cellules uninucléées.

Nous avons choisi provisoirement cette deuxième solution, en nous appuyant, en outre, sur le caractère ultrastructural des pyrénoides : l'ultrastructure des pyrénoides de ces espèces uninucléées (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980) est tout à fait identique à celle observée chez les *Urospora* à cellules plurinu-

clées, seule connue jusqu'ici (HORI et UEDA, 1967; KRISTIENSEN, 1974); par contre, dans le genre *Ulothrix*, au moins dans l'état actuel de nos connaissances, l'ultrastructure du pyrénioïde, quoiqu'hétérogène selon les espèces, est toujours bien différente de celle du genre *Urospora*.

Ainsi la découverte d'un groupe d'*Urospora* à caractères particuliers, offre de nouvelles possibilités d'investigations, au terme desquelles nous devons peut-être modifier notre point de vue actuel concernant la position systématique et les caractères biologiques de ces espèces.

REMERCIEMENTS. — Il nous est agréable d'exprimer notre reconnaissance à Monsieur le Professeur P. KORNMANN qui nous a communiqué aimablement ses échantillons personnels. Nous remercions également Mademoiselle I. MARY à laquelle nous devons les traductions latines.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARESCHOUG, J.E., 1866 — Observationes Phycologicae. I. *Acta Reg. Soc. Sci.*, sér. III, 6 : 5-26.
- BERGER-PERROT, Y., 1980 a — Données nouvelles concernant le problème taxinomique d'un *Ulothrix* et d'un *Urospora* des côtes de Bretagne. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sous presse.
- BERGER-PERROT, Y., 1980 b — Mise au point sur le problème concernant l'*Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harvey) Kutzing et l'*Urospora kormannii* Berger-Perrot. Étude comparée de la reproduction et du cycle de développement des deux espèces sur les côtes de Bretagne. *Phycologia*, sous presse.
- BERGER-PERROT, Y., 1980 c — Recherches sur l'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret (Chlorophycée, Ulothricale) des côtes de Bretagne. I. Morphologie, cytologie, caryologie et reproduction de la variété *geniculata* (Jonsson) Berger-Perrot. Soumis pour publication à *Cryptog. : Algol.*
- BERGER-PERROT, Y. et THOMAS, J.C., 1980 — Étude ultrastructurale comparée du pyrénioïde dans les genres *Ulothrix* et *Urospora*. Soumis pour publication à *Phycologia*.
- BOLD, H.C., 1958 — Three new Chlorophycean algae. *Amer. J. Bot.*, 45 : 737-743.
- BOERGESEN, F., 1925 — Marine Algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceae. *Kgl. Dansk. Videnskab. Selsk. biol. medd.*, 5 (3) : 46-50.
- CARLSBERG, G.E. et PERCIVAL, E., 1977 — The carbohydrates of the green seaweeds, *Urospora wormskioeldii* and *Codium pusillum*. *Carbohydr. Res.*, 57 : 223-234.
- CHOLNOKY, B., 1932 — Planogonidien- und Gametenbildung bei *Ulothrix variabilis*. *Kg. Beih. Bot. Centralbl.*, 49 (1) : 221-238.
- CRONQUIST et coll., 1967 — Significance of Thallophyte characteristics. *The Quarterly Review of Biology*, 42 : 169-232.
- DODEL, A., 1876 — *Ulothrix zonata*. Ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 10 : 417-550.
- FLOYD, G.L., STEWARD, K.D. et MATTOX, K.R., 1971 — Cytokinesis and plasmodemata in *Ulothrix*. *J. Phycol.*, 7 : 306-309.
- FLOYD, G.L., STEWARD, K.D. et MATTOX, K.R., 1972 — Cellular organisation, mitosis

- and cytokinesis in *Klebsormidium*. *J. Phycol.*, 8 : 176-184.
- FRITSCH, F.E., 1935 — The structure and reproduction of the Algae. 1. Cambridge University Press : 469 p.
- FRYE, C. et ZELLER, S.M., 1915 — *Hormiscia tetraciliata* sp. nov. *Puget Sound Biol. Stat. Publ.*, 1 : 9-13.
- GAY, F., 1891 — Recherches sur le développement et la classification de quelques Algues vertes. Thèse, Paris.
- GROSS, I., 1931 — Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel, und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. *Arch. Protistenk.*, 73 : 206-234.
- HAASE, G., 1910 — Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. *Arch. Hydrobiol.*, 5 : 167-168.
- HAGEM, O., 1908 — Beobachtungen über die Gattung *Urospora* in Kristiansfjord. *Nyt. Mag. Nat.*, 46 : 289-299.
- HAMEL, G., 1930 — Les Chlorophycées des côtes françaises. *Rev. Algol.*, 6 : 24.
- HANIC, L., 1965 — Life history studies on *Urospora* and *Codiolum* from southern British Columbia. Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia.
- HART, H.T., 1928 — Studies on *Hormiscia wormskioldii*. *Puget Sound Biol. Sta. Publ.*, 5 : 355-359.
- HARTOG, C. den, 1959 — The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia* : 241 p.
- HAZEN, T.E., 1902 — The Ulothrichaceae and Chaetophoraceae of the United States. *Mem. Torrey Bot. Club*, 11 : 135-250.
- HORI, T. et UEDA, R., 1967 — Electron microscope studies on the fine structure of plastids in siphonous green algae with special reference to their phylogenetic relationships. *Sci. Rept. Tokyo Kyokai Daig.*, B, 12 : 225-264.
- HUDSON, P.R. et WAALAND, J.R., 1974 — Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the multinucleate green alga *Acrosiphonia*. *J. Cell Biol.*, 62 : 274-294.
- JÓNSSON, S., 1959 — Le cycle de développement du *Spongomorpha lanosa* (Roth) Kütz. et la nouvelle famille des Acrosiphoniacées. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 248 : 1565-1567.
- JÓNSSON, S., 1960 — Nouveau type de cytodivision de la cellule cénocytique observé chez une Algue verte filamenteuse. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 251 : 2390-2392.
- JÓNSSON, S., 1962 — Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques). Thèse, Masson éd. : 230 p., 16 pl.
- JÓNSSON, S., 1965 — Influence de l'origine géographique sur les cycles évolutifs dans les Chlorophycées marines du genre *Acrosiphonia*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 261 : 499-502.
- JÓNSSON, S., 1969 — Le cycle évolutif de l'*Acrosiphonia sonderi* (Kütz.) Kornm. d'Islande et l'origine de ses races ascuées. *Revue gén. Bot.*, 76 : 267-286.
- JORDE, J., 1933 — Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun. *Nyt. Mag. Naturvidenskab.*, 73 : 1-19.
- JORSTAD, I., 1919 — Undersøkelser over zygoternes spiring hos *Ulothrix subflaccida* (Wille). *Nyt. Mag. Naturvidenskab.*, 56 : 61-68.
- KLEBS, G., 1896 — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- KLEIN, R. et CRONQUIST, A., 1967 — A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological and physiological characters in the Thallophytes. *Quart. Rev. Biol.*, 42 : 205-296.
- KORNMANN, P., 1961 — Über *Codiolum* und *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 8 : 42-57.

- KORNMAN, P., 1963 a — Die Ulotrichales neu geordnet auf der Grundlage entwicklungs-geschichtlicher Befunde. *Phycologia*, 3 (2) : 60-68.
- KORNMAN, P., 1963 b — Der Lebenszyklus einer marinen *Ulothrix* Art. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 8 : 357-360.
- KORNMAN, P., 1964 — Die *Ulothrix*-Arten von Helgoland. I. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 11 (1) : 27-38.
- KORNMAN, P., 1965 — Ontogenie und Lebenszyklus der Ulotrichales in phylogenetischer Sicht. *Phycologia*, 4 : 163-172.
- KORNMAN, P., 1966 a — Wachstum und Zellteilung bei *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 13 : 73-83.
- KORNMAN, P., 1966 b — *Hormiscia* neu definiert. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 13 : 408-425.
- KORNMAN, P., 1973 — Codiolophyceae, a new class of Chlorophyta. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 25 : 1-13.
- KORNMAN, P. et SAHLING, P.H., 1977 — Meeresalgen von Helgoland benthische Grün-, Braun- und Rotalgen. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 29 : 17-18.
- KRISTIANSEN, J., 1974 — The fine structure of the zoospores of *Urospora penicilliformis* with special reference to the flagellar apparatus. *Br. phycol. J.*, 9 : 201-213.
- KÜTZING, F.T., 1833 — Algologische Mittheilungen II. Über eine neue Gattung der Confervaceen. *Flora*, 16 : 517-521.
- KÜTZING, F.T., 1843 — *Phycologia generalis*. Leipzig.
- KÜTZING, F.T., 1845 — *Phycologia germanica*. Nordhausen.
- KÜTZING, F.T., 1849 — *Species Algarum*. Leipzig.
- KÜTZING, F.T., 1852 — *Tabulae Phycologicae* II. Nordhausen.
- LIND, E.M., 1932 — A contribution to the life history and cytology of two species of *Ulothrix*. *Ann. Bot.*, 46 : 711-725.
- LOCKHORST, J.M., 1974 — Taxonomic studies on the freshwater species of *Ulothrix* in the Netherlands. Thesis. Amsterdam.
- LOCKHORST, G.M., 1978 — Taxonomic studies on the marine and brackish-water species of *Ulothrix* (Ulotrichales, Chlorophyceae) in western Europe. *Blumea*, 24 (2) : 191-264.
- MANTON, I., 1952 — The fine structure of plant cilia. *Sympos. Soc. Exp. Biol.*, 6 : 306-319.
- MANTON, I., CLARKE, B. and GREENWOOD, A.D., 1955 — Observations with the electron microscope on biciliate and quadriciliate zoospores in green algae. *J. Exp. Bot.*, 6 : 126-128.
- MATTOX, K.R. et BOLD, H.C., 1962 — Phycological studies. III. The taxonomy of certain Ulotrichacean Algae. *Univ. Texas Publ.* n° 6222.
- NICOLAÏ, E. et PRESTON, R.D., 1952 — Cell wall studies in the Chlorophyceae. I. A general survey of submicroscopic structure in filamentous species. *Proc. r. Soc. Bot.*, 140 : 244-274.
- PAPENFUSS, G.F., 1960 — On the genera of the Ulvales and the status of the order. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 56 : 303-318.
- PERROT, Y., 1968 — Sur le cycle de deux formes d'*Ulothrix flacca* (Dillw.) Thuret de la région de Roscoff. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 266 : 1953-1955.
- PERROT, Y., 1970 — Sur la spécificité et le cycle de l'*Ulothrix subflaccida* (Wille) des côtes françaises. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 270 : 932-933.
- PERROT, Y., 1972 — Les *Ulothrix* marins de Roscoff et le problème de leur cycle de reproduction. *Soc. bot. Fr., Mémoires* : 167-174.

- PICKETT-HEAPS, J.D., 1969 — Evolution of the mitotic apparatus and attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing Plant cells. *Cytobios*, 1 : 257-280.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1972 a — Variation in mitosis and cytokinesis in Plant cells. Its significance in the phylogeny and evolution of ultrastructural systems. *Cytobios*, 5 : 59-77.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1972 b — Cell division in *Klebsormidium subtilissimum* (formerly *Ulothrix subtilissima*) and its possible phylogenetic significance. *Cytobios*, 6 : 167-183.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1974 — Cell division in *Stichococcus*. *Br. Phycol. J.*, 9 : 63-73.
- PICKETT-HEAPS, J.D. et MARCHANT, H.J., 1972 — The phylogeny of the green algae : a new proposal. *Cytobios*, 6 : 255-264.
- RAMANATHAN, K.R., 1964 — Ulotrichales. *I.C.A.R., New Delhi*, 7 : 185.
- REGEL, K., 1923 — Über die Zoosporenbildung bei *Ulothrix zonata*. *Mikrokosmos*, 17 : 1-2.
- ROSENVINGE, L.K., 1893 — Grönlands havalger. *Medd. Grønl.*, 3 : 765-981.
- ROUND, F.E., 1971 — The taxonomy of the Chlorophyta. II. *Br. phycol. J.*, 6 (2) : 235-264.
- SARMA, Y.S.R.K., 1958 — Chromosome numbers in Ulotrichales and allied groups. *Br. phycol. Bull.*, 1 (6) : 22-24.
- SARMA, Y.S.R.K., 1963 — Contribution to the Karyology of the Ulotrichales. I. *Ulothrix*. *Phycologia*, 2 (4) : 173-183.
- SCHÜSSNIG, B., 1930 — Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* Kutzing. *Z. Zelleforsch.*, 10 : 642-650.
- STEWART, K.D., MATTOX, K.H. et FLOYD, 1972 — Comparative cytology of the genus *Ulothrix* with special emphasis on *U. zonata*. *J. Phycol.*, 8 (suppl.) : 8.
- STEWART, K.D., MATTOX, K.H. et FLOYD, G.L., 1973 — Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata, and other cytological characteristics in the Ulotrichales, Ulvales and Chaetophorales : phylogenetic and taxonomic considerations. *J. Phycol.*, 9 : 128-141.
- STEWART, K.D. et MATTOX, K.H., 1975 — Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. *Bot. rev.*, 41 : 104-135.
- THURET, G., 1851 — Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des Cryptogames. *Ann. Sci. nat. Bot.*, sér. 3, 14 : 214-260.
- WILLE, N., 1901 — Studien über Chlorophyceen. I-VII. *Vidensk. Selsk. Skr. I., Mat. nat. Kl.*, 6 : 25-27.

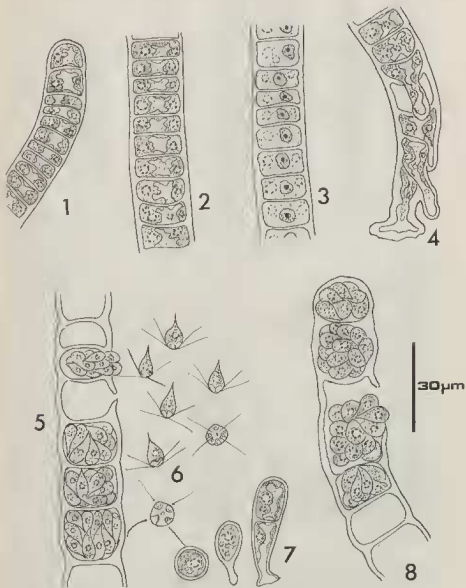
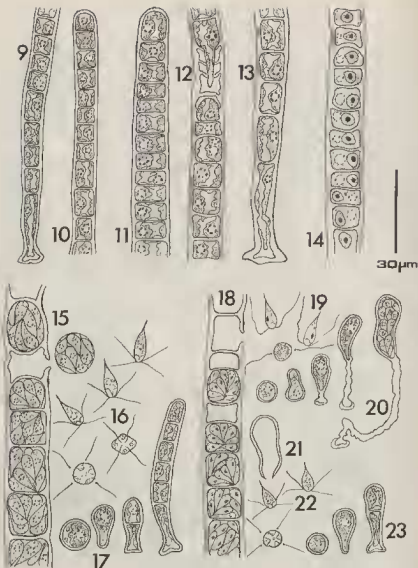


Fig. 1 à 8 — *Urospora intermedia*. 1 : apex d'un filament vivant; 2 : zone moyenne d'un filament vivant; 3 : filament adulte après fixation et coloration nucléaire au carmalum; 4 : base d'un filament pourvue d'une cellule basale étalée en disque, de rhizoïdes latéraux et d'un rhizoïde interne à l'emplacement d'une cellule nécrosée; 5 : sporogénèse dans un filament; 6 : zoospores directes quadriflagellées et acuminées; 7 : développement des zoospores directes en planules filamenteuses. 8 : zoospores non émises et amorçant leur développement à l'intérieur des sporocystes.



Figs 9 à 23. — *Urospora gracilis*. 9 et 10 : base (9) et apex (10) d'un jeune filament; 11, 12 et 13 : apex (11), zone moyenne (12) et base (13) d'un filament adulte; sur la fig. 12, formation d'un rhizoïde interne à l'emplacement de cellules nécrosées; 14 : filament adulte après fixation et coloration nucléaire au carmin; 15 : filament en cours de sporogénèse; émission d'une vésicule hyaline à zoospores; 16 : zoospores directes quadriflagellées et acuminées; 17 : développement des zoospores directes en plantules filamenteuses; 18 : formation de zoïdes biflagellés; 19 : zoïdes biflagellés et acuminés, à comportement de gamètes parthénogénétiques; 20 : développement des zoïdes biflagellés en *Codiolum*; 21 : paroi vidée d'un *Codiolum*; 22 : zoospores quadriflagellées et acuminées engendrées par un *Codiolum*; 23 : plantules filamenteuses dues au développement des zoospores quadriflagellées issues des stades codioloïdes.